

NOTE SUR LA MORPHOLOGIE DU SQUELETTE DES NAGEOIRES PAIRES DES POISSONS

Par SERGE FRECHKOP

Bien que l'embryologie ait depuis longtemps démontré la structure métamérique des nageoires paires, l'anatomie comparée continue, dans la théorie des membres paires, à prendre comme point de départ les conceptions de GEGENBAUR et à envisager les différentes formes de nageoires au point de vue de leur « axe ». Cet « axe » est présenté dans certains cas (Elasmobranches) par le Basale du métaptérygium — tantôt situé dans la paroi du corps (*pleurorachic type* de LANKESTER) ⁽¹⁾, tantôt plus ou moins séparé de ce dernier (*rhypidostichous type* du même auteur) — et dans d'autres cas par un tronc régulièrement segmenté (Dipneustes) ⁽²⁾. Ces troncs squelettiques auxquels sont attachés les rayons, portent dans tous les cas le même nom d'axe; leur différent mode de constitution semble être cependant certain pour des raisons que je vais exposer.

Les observations que, grâce à l'hospitalité de l'Université libre de Bruxelles et de M. le Professeur A. LAMEERE surtout, j'ai pu faire en disséquant plusieurs espèces de Sélaciens, et que j'espère publier plus tard, m'ont complètement persuadé de la structure métamérique des nageoires paires de ces poissons. J'ai pu constater que ce métamérisme se manifeste d'une façon extrêmement claire et exactement d'accord avec les données de RABL et E. MÜLLER, et ce n'est que par une idée préconçue que ce métamérisme pourrait être nié, comme l'ont voulu faire certains auteurs et BRAUS en premier lieu. Dans tous les cas, la règle de RABL (un nerf pour deux rayons endosquelettiques) est nettement réalisée, certaines exceptions n'étant dues qu'à des modifications secondaires.

Non seulement le nombre de nerfs peut avoir une valeur morphologique, mais c'est aussi la direction de nerfs des nageoires qui a de l'importance. Cette direction est chez les Sélaciens celle des rayons cartilagineux, c'est-à-dire de la base de la nageoire vers sa périphérie.

(1) GOODRICH. — *Cyclostomes and Fishes*, in *A Treatise on Zoology* edited by Sir Ray Lankester, London, 1909.

(2) *Mesorachic type* de LANKESTER.

Certaine divergence entre les rayons et les nerfs de la nageoire qui se manifeste plus vers la périphérie de la nageoire, ne peut être considérée que comme un phénomène secondaire dû à des déplacements, à des stades plus avancés de l'ontogénie. La disposition primitive des nerfs de la nageoire est claire (ils sont la continuation immédiate des branches ventrales de nerfs spinaux) lorsqu'ils pénètrent dans celle-ci et suivent, au début, la direction des rayons avec leurs muscles (radiaux).

Cette disposition régulière de tous les éléments qui composent les nageoires paires suggère l'idée d'un *axe primitif* ⁽¹⁾ qui doit être mené le long d'un des rayons, comme on est forcé de mener l'axe d'une gerbe le long d'un de ses épis. Par rapport à cet axe primitif, l'axe qu'on mène le long du Basale du métaptérygium est *secondaire*, l'origine du Basale consistant dans la fusion des parties basales de rayons parallèles à l'axe primitif. Qu'une telle fusion ait lieu au cours du développement embryonnaire, cela vient d'être définitivement établi par le travail récent de M. A.-N. SEVERTZOFF pour les nageoires ventrales des *Chondrostéens* ⁽²⁾, qui au point de vue de la structure de leur squelette ne diffèrent pas plus des nageoires des Sélaciens que leur queue de celle de ces derniers. La ressemblance entre le squelette des nageoires paires des Sélaciens et des Chondrostéens m'a porté à l'examen, l'an passé, des nageoires ventrales de l'esturgeon (*Acipenser sturio*) qui, avec la tranche du corps à laquelle elles sont attachées, ont été aimablement mises à ma disposition.

Dans le travail précité de M. SEVERTZOFF, je trouve l'indication intéressante que l'évolution des nageoires ventrales dans le groupe des *Chondrostéens* se dirigerait dans le sens de la diminution du nombre des rayons cartilagineux et d'une fusion progressive de leurs éléments basaux. En même temps, l'auteur indique que la fusion pourrait se continuer chez les poissons déjà adultes et qu'à certains points de vue les nageoires en question seraient plus primitives que celles des Sélaciens.

Le squelette de la nageoire ventrale de mon spécimen présente

(1) Bien qu'il me semble tout à fait impossible d'admettre les conceptions de C. RABL sur le développement ontogénique et phylogénique des nageoires paires exposées dans sa monographie intitulée *Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere* (I. Teil, Leipzig, 1910), je me sens obligé de noter que cet auteur avait déjà parlé de l'axe que je nomme « primitif » comme de l'axe « principal » (*Hauptachse*) de la nageoire (*l. c.*, p. xxxi).

(2) SEVERTZOFF (A.-N.). — *Development of the pelvic fins of Acipenser ruthenus. New data for the theory of the paired fins of fishes* (Journ. of Morph. and Physiol., vol. 41, Philadelphia, 1926).

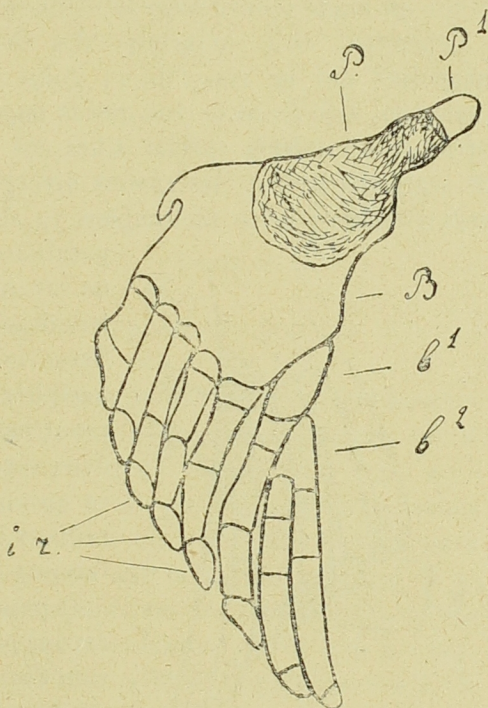
l'intérêt spécial que pour la première fois (d'après ce que je connais) un élément pelvique nettement indiqué et distinctement délimité peut y être observé (dessin n° 1). Il me semble possible que cet élément soit homologue au cartilage du bassin des Sélaciens, la partie restante de la plaque à laquelle sont attachés les rayons étant le Basale du métaptérygium ou mieux — le Basiptérygium. Si nous considérons la partie spécialisée (P) comme le bassin proprement dit, nous trouvons sur son bout interne (médian) un élément épi-pelvique (P') dont la position suggère la comparaison avec les plaques en forme de scie des *Chimaeres*.

L'examen au microscope de coupes à travers le cartilage de la nageoire démontre que la partie spécialisée (P), contrairement au cartilage hyalin des autres parties du squelette de la nageoire, est constituée par du cartilage fibreux, donc, par un tissu plus spécialisé qui a dû se développer secondairement à la place du cartilage hyalin primordial. Ainsi, conformément aux conceptions de M. SEVERTZOFF, nous aurions dans les ventrales de notre spécimen un stade très avancé, ou, en d'autres mots, nous aurions affaire à des nageoires d'un spécimen bien âgé.

Puisque les nageoires des *Téléostéens* se rattachent à celles des *Chondrostéens*, les

nageoires des premiers peuvent être interprétées comme des modifications du type que nous trouvons chez les seconds, ces modifications étant dues : ou 1° à la modification de la forme des éléments squelettiques des nageoires ou 2° au changement de leur position l'un envers l'autre, ou bien, 3° au changement de position des nageoires sur le tronc du poisson, les trois causes étant en corrélation l'une avec l'autre.

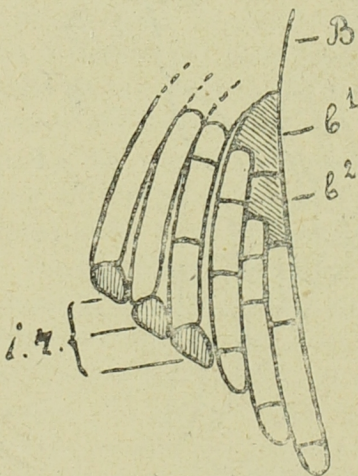
Mais d'une façon inattendue, nous voyons dans deux groupes voisins — les *Ostéolepidotes* fossiles et les *Polyptérines* actuels — deux modes différents dans la constitution du squelette des nageoires paires. Notamment, nous voyons chez les seconds, comme j'ai pu m'en rendre



Dessin n° 1.

compte sur un spécimen de *Polypterus ornatipinnis* BLGR. aimablement prêté par M. le D^r J.-M. DERSCHÉID du Musée de Tervueren, que la pectorale présente un type sélacien, dont la surface dorsale se serait appliquée à la paroi latérale du corps, le côté ventral de la nageoire étant devenu la surface externe et antérieure. Ceci est clair d'après la disposition des muscles, comme je l'exposerai avec plus de détails prochainement ⁽¹⁾. Et dans la ventrale nous trouvons le type de l'esturgeon au nombre de rayons réduits à quatre, au Basale conformément aminci, dont l'axe primitif (c'est-à-dire la ligne qui passe parallèlement aux rayons) a acquis une direction plus oblique de façon à former en avant un angle pointu avec le même axe de la nageoire vis-à-vis.

Cependant, dans le groupe des *Ostéolépidotes*, nous trouvons des nageoires qui ne ressemblent guère à ceux du *Polypterus*. Et c'est justement à ce point de vue que la nageoire ventrale des *Acipenséroïdes* présente un intérêt spécial. Chez ces derniers, par suite de la fusion de segments basaux, les rayons divergent à la périphérie et s'inclinent vers l'arrière; cette inclinaison va dans la série des *Acipenséroïdes* parallèlement avec la réduction du nombre



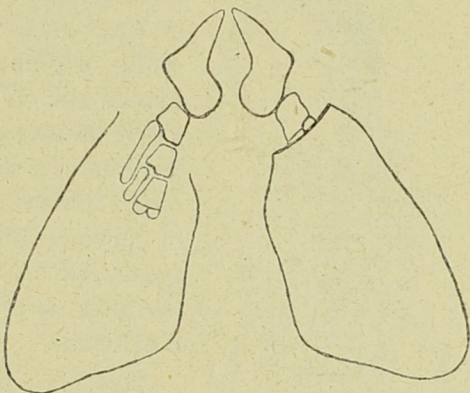
Dessin n° 2.

de rayons (à ce qu'on peut juger d'après les dessins de DAVIDOFF, RAUTENFELD et SEVERTZOFF). (Les rayons divergeant à la périphérie leurs segments terminaux (i. r.) montrent une tendance à s'intercaler entre deux rayons [voir dessin n^{os} 1 et 2], c'est ce qui nous amène aux éléments inter-radiaux, dans les nageoires pectorales des requins)

Cependant, les segments basaux des rayons postérieurs restent séparés et, suivant l'inclinaison en arrière des rayons, ne gardent pas leur position primitive, c'est-à-dire parallèle l'un à l'autre. Ils glissent l'un sur l'autre et tendent à se ranger en une ligne de façon que le segment basal d'un rayon forme le point d'attache pour le segment basal du rayon suivant (voir les dessins n^{os} 1 et 2). Ce processus se continuant toujours, d'un rayon à l'autre dans la

(1) La ressemblance de la pectorale du *Polypterus* avec la nageoire des Sélaciens avait été notée d'ailleurs par BUDGETT lorsqu'il disait : « In fact the pectoral fin of the larva is not strictly a crossopterygium, but is a uniserial fin which can be directly compared with that of the Selachii » (BUDGETT, *On the Structure of the larval Polypterus*. — TRANS. ZOOL. Soc. LONDON, vol. XVI, part 7, 1902, p. 329).

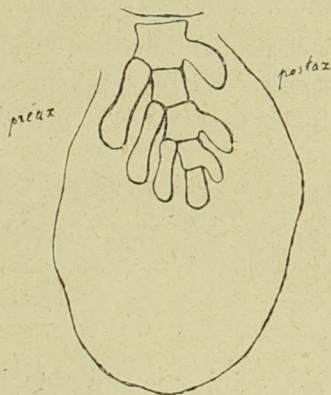
direction craniale, l'aspect du squelette de la nageoire doit essentiellement se modifier. Nous obtiendrions enfin un tronc segmenté, dont chaque membre serait le point d'attache pour le membre suivant et pour un rayon placé latéralement. Et c'est justement l'état que nous présente le squelette de la ventrale du fossile *Eusthénoptéron* (Ostéolepidotes), dont je me permets de recopier ici l'image donnée par M. GOODRICH (dessin n° 3).



Dessin n° 3.

Ce processus que j'ai montré sur mon schéma (dessin n° 2) n'est pas uniquement indiqué chez les *Chondrostéens*; la même tendance est propre aux nageoires des Sélaciens. Il s'agit donc là d'un principe général pour les poissons et c'est l'indication du mode grâce auquel ont pu, en général, se former les nageoires au tronc (ou à « axe ») segmenté, ainsi que, peut-être, l'axe de l'organe copulateur chez les *Elasmo-branchés*.

Si nous comparons maintenant avec la nageoire ventrale de l'*Eusthénoptéron* sa nageoire pectorale (dont je copie également le dessin donné



Dessin n° 4.

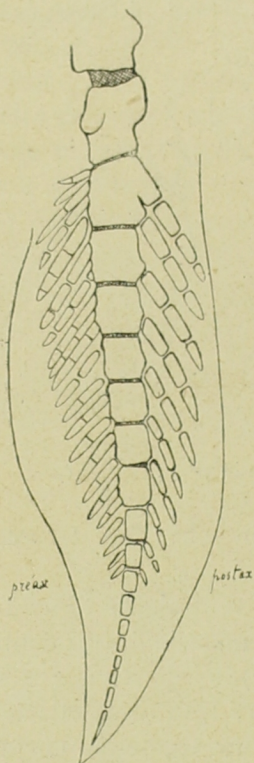
par GOODRICH) nous voyons dans cette dernière (dessin n° 4), outre les rayons attachés du côté externe du tronc segmenté, encore des apophyses sur la marge médiane de ce tronc; ces apophyses ont pu, probablement, se développer seulement après que le tronc segmenté s'est écarté de la paroi du corps ou après que, grâce à une rotation à la base, la nageoire eût changé sa position horizontale primitive pour une position plus ou moins parallèle au plan sagittal du corps ⁽¹⁾. Ces apophyses seraient donc secondaires.

Encore un pas de l'évolution et, les apophyses ayant pu se séparer de leurs segments basaux dont ils forment la suite, nous arrivons à la nageoire du type « bisériel » du *Ceratodus*. Chez celui-ci les rayons nommés préaxiaux et postaxiaux ne correspondent

(1) Comme dans le cas de la pectorale du *Polypterus* (cité plus haut).

pas les uns aux autres ni d'après leur position, ni d'après leurs points d'attache, ni d'après leur nombre (dessin n° 5, copié chez G. B. HOWES, 1887).

Or, d'accord avec C. RABL, j'admets l'origine de rayons par bourgeonnement des segments du tronc de la nageoire, mais uniquement pour les rayons « postaxiaux » et non pour les préaxiaux, RABL attribuant la même origine pour les deux séries de rayons. Cet auteur nie, en se basant sur les données de SEMON sur le développement du *Ceratodus*, l'origine métamérique de la nageoire des *Dipneustes* (ouvrage cité); suivant ma conception, le métamérisme de la nageoire du *Ceratodus* reste hors de doute, les nageoires des autres *Dipneustes* pouvant être déduites de celle du *Ceratodus*, comme on l'admet d'habitude.



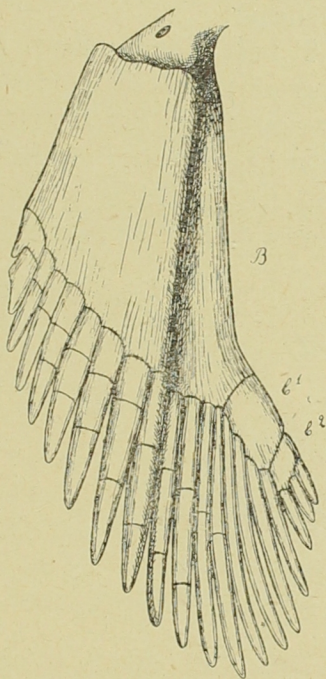
Dessin n° 5.

Ainsi la nageoire ventrale des *Chondrostéens* nous amène, en passant par les *Ostéolépidotes*, à la nageoire des *Dipneustes*. Nous voyons donc que de notre point de vue les nageoires de ce dernier groupe ne sont que pseudo-bisériées ou secondairement-bisériées, et ne peuvent pas présenter un point de départ pour l'évolution du squelette des nageoires paires; et, par contre, nous trouvons ce point de départ dans le type des nageoires ventrales des *Chondrostéens* qui, à leur tour, ne se distinguent pas beaucoup des nageoires correspondantes des *Sélaciens*.

Ainsi, pour les *Dipneustes*, je suis bien d'accord avec M. DOLLO qui les considère comme un *groupe-terminus* et qui dit qu'il faut chercher l'origine des *Dipneustes* dans les *Ganoides crossoptérygiens* (DOLLO, *Sur la phylogénie des Dipneustes* [BULL. DE LA SOC. BELGE DE GÉOLOGIE, DE PALÉONT. ET D'HYDROL., t. IX, 1895]).

Quant à un autre type de nageoire bisériée, celui que présente la nageoire pectorale du *Pleuracanthus*, nous avons parmi les Elasmobranches actuels toute une série de formes transitoires qui nous amènent de la nageoire unisériée typique à celle du fossile prénommé. Notamment, dans la pectorale de certains requins (ainsi que dans celles des *Holocéphales*), nous trouvons des rayons qui ont la position « postaxiale », — si nous menons, suivant la tradition, l'« axe » le long du Basale du métaptérygium. Mais dans le cas de *Laemargus*, par

exemple, nous avons le Basale qui est divisé en une pièce antérieure (B) qui porte la majorité de rayons et en plusieurs petits membres postérieurs, portant chacun un certain nombre de rayons (dessin n° 6). Ces membres postérieurs (b^1 , b^2) ne restent pas dans la position rectiligne; l'« axe » devient fractionné, forme un angle et les éléments postérieurs (b^1 , b^2) se placent du côté médian de l'axe passant le long de l'élément B. Ce mouvement exécuté au cours du développement de la nageoire est indiqué par la disposition définitive que nous avons dans la nageoire de notre requin si nous la comparons avec la disposition des éléments qui existe au cours du développement étudié (chez les Sélaciens) par nombre d'auteurs (BALFOUR, BRAUS, etc.). Les rayons attachés aux éléments basaux postérieurs (b^1 , b^2) suivent le mouvement que je viens d'indiquer et deviennent postaxiaux. Ce mouvement est dû à une traction qui est la cause de la forme courbée du Basale chez beaucoup d'espèces de Sélaciens (dans la nageoire pectorale de même que dans la ventrale, cette traction étant produite par le déplacement des points d'attache des muscles, comme je le démontrerai prochainement).



Dessin n° 6.

Si la pectorale du *Pleuracanthus* était en effet un état plus avancé du mouvement, dont le commencement a lieu dans la pectorale des requins actuels (*Laemargus*, *Scyllium*, etc.), les rayons médians (postaxiaux) de la nageoire du fossile nommé devraient être considérés comme de vrais rayons et non comme des apophyses émancipées, comme je l'ai supposé plus haut pour les *Dipneustes*.

Cependant, vu que M. SEVERTZOFF (ouvrage cité) indique la ressemblance de la nageoire ventrale du *Pleuracanthus*, avec la même des *Chondrostéens*, il me semble impossible de nier la possibilité d'admettre pour le développement de la pectorale de ce fossile le même processus dont nous observons le début chez les *Chondrostéens* et l'état plus avancé — dans la pectorale de l'*Eusthenopteron*.

Ainsi, en résumé, j'arrive aux conclusions suivantes :

1° Les *Acipenseridae* sont en voie de former un élément spécialisé et

homologue au cartilage du bassin proprement dit des Elasmobranches qui, chez ces derniers, est très individualisé; les Esturgeons se trouvent donc à ce point de vue à un niveau inférieur à celui des Elasmobranches;

2° Les *Chondrostéens*, au point de vue de la structure de leurs nageoires ventrales, présentent un point de départ commun pour les nageoires des *Polyptérines*, *Ostéolépides*, *Dipneustes* et *Téléostéens*;

3° Les nageoires *bisériées* sont toujours des formations plus avancées que les *unisériées* et dérivent de ces dernières, tout en gardant les traces de leur *origine métamérique*.

(Laboratoire de Zoologie de l'Université Libre de Bruxelles.)
